УДК 593.11.(477)

М. Н. Дехтяр

РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ СЕМЕЙСТВА LESQUEREUSIIDAE (RHIZOPODA, TESTACEA) ФАУНЫ УКРАИНЫ

Из 9 семейств раковинных амеб, представленных в фауне Украины, сем. Lesquereusiidae наименее изучено, трудно в исследовании и находится в настоящее время в состоянии активной ревизии. Данная статья впервые обобщает материалы по этому семейству в масштабах республики.

В соответствии с одной из последних классификаций (Loeblich, Tappan, 1961) и дополнениями к ней (Ogden, 1979; Netzel, 1983), а также с более поздними исследованиями ультраструктуры раковинных амеб класса Lobosea (Anderson, 1987), к сем. Lesquereusiidae в настоящее время отнесены виды, которые продуцируют в цитоплазме кремнеземные структуры, образующие раковину, и органические пластины, скрепляющие их. Видами семейства осуществляется, кроме того, процесс кремниевой биоминерализации, который состоит в том, что используемый для построения раковинки экзогенный материал — песчинки или фрагменты створок водорослей — покрывается в цитоплазме кремнеземом, а затем «монтируется» в раковинку корненожки. Именно такими признаками обладают включенные в семейство роды *Lesquereusia, Netzelia, Quadrulella.* Из них первые два известны в настоящее время в фауне Украины.

Материал и методы. Материал собирали в 1964—1989 гг. в различных водоемах и влажных биотопах Украины. В водоемах пробы отбирали с поверхности грунта, делали смывы с водных растений; в болотах отбирали мхи, с которых делали смывы, и грунт между кочками.

Камеральную обработку проводили на светооптическом микроскопе. Морфологию и ультраструктуру изучали на электронном растровом микроскопе YSM-25S и YSM-35 с получением электроннограмм и фотографий. Подготовку препаратов для электронного микроскопирования проводили по методике Огдена (Ogden, 1979).

Переописания видов представлены в алфавитном порядке. В случае единичных обнаружений указывается число найденных экземпляров, в остальных — число измеренных.

Lesquereusia Schlumberger, 1845

Характеризуется серой полупрозрачной раковинкой, с асимметрично расположенной шейкой, создающей впечатление спиральной закрученности. Раковинка латерально сжата или шаровидная, псевдостома круглая. Сложение — кремниевые пластинки и экзогенные кварцевые включения.

Lesquereusia combinata Stepanek, 1952 (рисунок, *1, 2,* см. 3-ю стр. обложки)

Оригинальное описание вида очень краткое, указан только один размер — высота раковинки (175 мкм).

Раковинка светло-серая, прозрачная, латерально слабо уплощена. Верхняя часть раковинки (шейка) глубоко вдается в нижнюю часть, особенно в районе спиральной закрученности, где линия соединения шейки и нижней части раковинки образует довольно глубокую борозду. Протяженность борозды только немногим меньше ширины нижней границы шейки. Достаточно четкая наружная дифференциация раковин-

© М. Н. ДЕХТЯР, 1992

ки позволяет говорить о ее двукамерности. Нижняя камера представляет собой латерально сжатый шар; верхняя — шейка — асимметрична, высота ее над витком спирали почти вдвое меньше наружной стороны.

Раковинка сложена кремнеземными эндогенными палочковидными пластинками и экзогенными включениями в виде песчинок и цист. Элементы раковинки вмонтированы в органический матрикс, который имеет четко выраженную ячеистую структуру. Ячейки окружены небольшим валиком и закрыты перфорированной мембраной. Диаметр ячеек в среднем равен 0,9 мкм. Экзогенные включения покрывают значительную часть поверхности раковинки и сосредоточены в районе спирального завитка. Это большей частью крупные угловатые песчинки, выступающие над поверхностью раковинки; мелкие песчинки почти полностью погружены в матрикс и обильны в покрытии верхней камеры.

Эндогенные элементы раковинки — неравные по величине палочки, большей частью изогнутые, часто с утолщениями — вздутиями в центре. Они беспорядочно расположены на поверхности раковинки, участки матрикса (цемента) между пластинками большие и составляют часть поверхности раковинки. Край псевдостомы неровный за счет беспорядочно расположенных пластинок и песчинок. Размеры даны в табл. 1.

От *L. spiralis* вид отличается не только сочетанием в структуре раковинки идиосом и ксеносом (по Штепанеку), но — в большей степени — формой и расположением идиосом, характером цемента и его значением в формировании поверхности раковинки.

На Украине обнаружен в опресненных заливах Килийской дельты Дуная — июнь, 1964; в Полесском заповеднике — июль, 1988; в водоемах поймы р. Снов — сентябрь, 1989; в Каховском водохранилище (Гурвич, 1975). Кроме того,— в Московской обл. (Корганова, 1985) и — Чехо-Словакии (Bartos, 1954).

Экология. Вид отмечен на дне небольших эвтрофированных водоемов глубиной 0,5—0,7 м; pH=5—6,5; плотность высокая.

Lesquereusia epistomium Penard, 1902

Раковинка светло-серая, прозрачная, не уплощена. Нижняя часть шаровидная, верхняя — цилиндрическая. В отличие от остальных видов рода раковинка не образует спиральной закрученности, обе части как бы скреплены одна с другой под углом. Псевдостома круглая.

Раковинка покрыта длинными палочковидными, иногда изогнутыми, кремниевыми пластинками с небольшой примесью погруженных в матрикс песчинок. Структура матрикса ячеистая, аналогично *L. combinata* и *L. spiralis*. Соответствует известным фотоматериалам (Ogden, 1984).

Обнаружены два экземпляра. Один — в июле 1988 г., Полесский заповедник, небольшое мезотрофное озеро; второй — в опресненном заливе Килийской дельты Дуная, на дне среди водных растений, грунт — черный ил (июль, 1964).

Размеры: в первом случае — H=172; B=130; l (длина верхней камеры)=43; во втором — H=130; B=100; dp=37. Это несколько боль-

Таблица 1. Размеры (мкм) раковинок видов рода Lesquereusia

Вид	n	H	B	dp	h′	h″	B/H
L. combinata	6	132—152	102—119	33—40	13—30	50—86	0,7—0,8
L. modesta	6	136—175	116—148	33—46	23—33	40—50	0,8—1,0
L. spiralis	6	120—188	99—158	40—54	17—33	—	0,8—1,0

Примечание: n — количество экземпляров; H — высота раковинки; B — ширина нижней камеры; dp — диаметр псевдостомы; h′ — высота внутреннего края шейки; h″ — высота ее наружного края.

ше, чем указано в литературе для других регионов: для Болгарии — H=116; B=78; dp=23 (Golemansky, 1967); для Югославии — H=116—127; B=67—75; dp=20—33 (Ogden, 1984).

Распространение: Африка (Oye, 1959); Болгария (Golemansky, 1967, 1968); Венесуэла (Grospietsch, 1975); Румыния (Godeanu, 1972); Югославия (Ogden, 1984).

Lesquereusia modesta Rhumbler, 1895 (рисунок, *3*).

Раковинка серая, полупрозрачная, уплощенная. Шейка низкая, от нижней части раковинки слабо отграничена и образует начало спирального завитка. Псевдостома круглая, шейка в поперечнике круглая, нижняя часть раковинки овальная, причем иногда она уплощена настолько, что ее узкая сторона равна диаметру устья.

Раковинка сложена смесью крупных и среднего размера песчинок, цист, панцирей диатомовых и коротких кремниевых палочек. Экзогенные элементы выступают над поверхностью матрикса; эндогенные кремниевые палочки распределены беспорядочно, большей частью погружены в слой цемента. Цемент аморфный, иногда образует тяжи, но в отличие от других видов рода не образует сети или решетчатых пластин. Размеры даны в табл. 1.

На Украине вид обнаружен в опресненных заливах Килийской дельты Дуная — июль, 1965; Днепровско-Бугском лимане — июль, 1978; водоемах поймы Днепра — июль, 1987; Полесском заповеднике — июль, 1988; пойме р. Снов — сентябрь, 1989; за пределами Украины — в оз. Глубоком (Куликовская, 1983). Прочее распространение: Аргентина, Африка, Бельгия, Болгария, Венесуэла, Канада, Польша, США (Boltovskoy, Lena, 1974; Oye, 1959; Schonbornw, 1965 и др.). Космополит.

Экология. Отмечался в эвтрофных озерах, дельтах рек, ручьях, а также в болотах, сплавинах, торфяниках. На Украине встречается на дне небольших мезотрофных водоемов глубиной до 0,7 м; pH=5—6,5; плотность высокая.

Lesquereusia spiralis (Ehrenberg, 1840)

Раковинка прозрачная, светло-серая, иногда темная, очень сжата латерально. Шейка сравнительно высокая, в поперечнике круглая, образует спиральный завиток; линия завитка отчетливо выражена в виде бороздки, длина которой составляет около 3/4 ширины нижней камеры. Нижняя часть раковинки почти круглая фронтально, ширина ее с узкой стороны равна диаметру устья.

Раковинка состоит из кремниевых палочковидных пластинок, плотно уложенных на поверхности раковинки. Пластинки почти одинаковой величины, правильной формы, иногда образуют ряды, в которых лежат параллельно друг другу. Идиосомы скреплены пластинами цемента ячеистой структуры. Ячейки цемента окружены валиком и, как правило, закрыты перфорированной диафрагмой. Диаметр ячеек приблизительно равен 1 мкм. Цемент равномерно распределяется под идиосомами, но не образует обширных открытых пластин, подобных тем, которые характерны для *L. combinata*. У некоторых экземпляров в матрикс вмонтированы плоские песчинки, они редки, по структуре поверхности не отличаются от идиосом, не нарушают плавного контура раковинки. Размеры даны в табл. 1.

На Украине найден в Полесском заповеднике, Белозерском заказнике — июль, 1988. За ее пределами — в оз. Глубоком (Куликовская, 1983). Прочее распространение: Африка, Бельгия, Болгария, Венесуэла, Канада, Польша, Румыния (Oye, 1959; Grospietschi, 1975 и др.). Космополит. Отмечался в сфагновых болотах, реже — в озерах.

Экология. Обнаруживался преимущественно на водной растительности, реже — на дне в олиго- и мезотрофных озерах и низинных болотах; pH=5—5,5.

Анализ структуры раковинки у видов рода *Lesquereusia* показал, что существует три его типа. 1). Раковинка выполнена равновеликими палочковидными идиосомами, плотно уложенными параллельно друг другу; идиосомы скреплены пластинами, имеющими характер решетки *(L. epistomium, L. spiralis)*. 2). Раковинка выполнена идиосомами и трансформированными ксеносомами. Идиосомы палочковидные, разной величины, имеют вздутие, расположение на раковинке неупорядоченное. Ксеносомы сосредоточены в районе спирального завитка. Те и другие элементы скреплены решетчатыми пластинами *(L. combinata)*. 3). Раковинка сложена трансформированными ксеносомами с небольшим количеством беспорядочно расположенных идиосом. Органических решетчатых пластин нет, минеральные элементы скреплены органическими тяжами *(L. modesta)*. Возможно, в дальнейшем род *Lesquereusia* может быть разделен по признаку сложения раковинки.

Netzelia Ogden, 1979

Раковинка серая, овальная, симметричная, в поперечнике круглая. Как правило, ее основание шире приустьевой части. Псевдостома четырех- или пятилопастная, может быть с зубчиками или круглая, всегда окружена небольшим воротничком. Сложена из идиосом с примесью экзогенных включений.

Netzelia tuberculata (Wallich, 1864)

Раковинка светло-серая, прозрачная, почти шаровидная, максимальная ширина находится на уровне 2/3 ее длины. Раковинка покрыта бугорками и имеет характерный вид малины. Псевдостома пяти- и шестилопастная, окружена небольшим, повторяющим ее форму воротничком, края которого слегка выдвинуты наружу. Вокруг устья внутри бугорков первого ряда отчетливо видны поры, характерные для данного вида.

Эндогенные равной величины овальные пластинки образуют бугорки, между бугорками раковинка выполнена преимущественно створками диатомовых и небольшими прямоугольными пластинками. В электронном микроскопе хорошо видно, что поверхность экзогенных включений покрыта кремнеземной пленкой, придающей однородный вид всем структурам раковинки. Органический матрикс имеет типичную пористую структуру, иногда могут быть видны отдельные кратерообразные кольца. Край воротничка выложен мелкими кремниевыми зернами. Размеры даны в табл. 1.

Замечания. Вид характеризуется устойчивостью морфологических критериев, в том числе сложения раковинки и ее размеров. Полученный нами размерный ряд показывает узкий диапазон колебаний. В других регионах размеры раковинки отличаются от наших. Для районов северной и экваториальной Африки указаны следующие размеры: L= 91—150, B=85—132, dp=30—40; для Югославии: L=96—116, B=74—94, dp=31—35 и L=105—139, B=86—120, dp=28—40; для Англии: L=102—152, B=88—41, dp=29—44. В нашем случае размеры приближаются к максимальным, указанным для вида, но не выходят за их границы. Таким образом, вид относится к размерно-мономорфным.

Сравнение фотоматериалов, имеющихся для *D. tuberculata*, показывает, что структура раковинки, как и размеры, не зависят от географического фактора.

На Украине вид найден в Полесском заповеднике и Белозерском заказнике — июль, 1988 г.; пойме р. Снов — сентябрь, 1989 г. Обнаруживался в Каховском водохранилище (Гурвич, 1975); олигогалинных дельтовых водоемах — Килийской дельте Дуная и Днестровском лимане.

За пределами Украины указан для оз. Глубокого (Куликовская, 1983). Прочее распространение: Африка, Аргентина, Англия, Болгария, Венесуэла, Польша, Румыния, Югославия (Gauthier-Lievre, Thomas, 1958; Ogden, 1980; Schonborn, 1965 и др.). Космополит.

Экология. Встречается и обилен в слабокислых мезотрофных небольших озерах, обитает на водной растительности и на дне; pH=5—5,5; грунт — слегка заиленный песок.

Netzelia wailesi (Ogden, 1980) (рисунок, *4—6*).

Установленная для этого вида способность к эндогенному образованию идиосом явилась основанием для перемещения его из рода *Difflugia* в род *Netzelia* (Ogden, 1980).

Раковинка светло-серая, прозрачная, внизу широко закруглена, к отверстию плавно сужается. Устье неправильно или 3- 6-лопастное, окружено воротничком, повторяющим его форму; лопасти разной глубины — от едва намечающихся до сильно вогнутых.

По форме, размерам и пропорциям раковинки вид чрезвычайно близок к *N. tuberculata*, основное отличие в строении — гладкая, без бугорков, поверхность раковинки. В сложении раковинки отличия значительны. Она выполнена из разнообразного экзогенного материала и червеобразных пластинок, напоминающих пластинки *Lesquereusia*. Экзогенный материал — в основном обломки створок диатомовых; они уложены плотно, перекрывая друг друга, преобладают в составе раковинки. Пластинки расположены чаще группами, иногда — одиночно. Встречались экземпляры с расположенными гнездами овальными пластинками по типу *N. tuberculata*. Органический матрикс имеет типичную пористую структуру, иногда он полностью закрыт пластинками, или видны одиночные валики. Края воротничка выложены мелкими круглыми или палочкообразными пластинками. Размеры даны в табл. 2.

Замечания. Размеры, указанные для вида из различных географических районов (Англия: L=96—112, B=79—90, dp=29—34; Югославия; L=84—111, B=63—103, dp=27—40 и L=73—103, B=62—82, dp=22—28; тропическая и экваториальная Африка: L=70—120, D=50—70, dp=20—25), меньше полученных нами. Диапазон различий достаточно велик, вид размерно-полиморфный. Сравнение фотоматериалов показывает, что наиболее устойчивые признаки — форма раковинки, структура воротничка и тип органического матрикса. Другие структурно-морфологические характеристики — размеры и форма пластинок раковинки, соотношение эндогенных и экзогенных элементов и характер экзогенного материала, форма псевдостомы (в некоторых случаях отмечается псевдостома, вооруженная зубчиками, но без лопастей) — достаточно вариабельны.

На Украине вид найден в Полесском заповеднике (июль, 1988); поймах рек Днепр (июль, 1987) и Снов (сентябрь, 1989). Прочее распространение: Англия (Ogden, 1980); Африка (Gauthier-Lievre, Thomas, 1958); Румыния (Godeanu, 1972); Югославия (Ogden, Zivkovic, 1983).

Экология. Вид встречается на дне и на макрофитах в слабокислых мезотрофных и эвтотрофных водоемах, pH=5—6, грунт — заиленный песок и черный ил типа сапропеля, плотность высокая.

Таблица 2. Размеры раковинок видов рода Netzelia

Вид	n	L	B	dp	B/L
N. tuberculata	13	119—168	109—164	32—54	0,8—0,9
N. wailesi	33	98—148	99—129	28—52	0,8—0,95

Примечание: L — длина раковинки.

Таким образом, из 11 описанных видов мировой фауны на Украине обнаружены 6. Проведенное электронно-микроскопическое исследование структуры раковинок показало, что раковинка строится либо только из идиосом, либо из модифицированных ксеносом, либо из смеси того и другого материала. Структура раковинки во всех случаях видоспецифична.

Виды, раковинка которых состоит из идиосом, мономорфны, экологическая валентность их узкая. Это обитатели олиго-мезотрофных водоемов, pH не выше 5,5.

Виды, раковинка которых строится из модифицированных ксеносом, морфологически вариабельны, полиморфны. Экологический диапазон встречаемости шире, чем у первой группы видов. Они обитают в олиготрофных и эвтрофных слабокислых водоемах, pH=5—6,5.

Големански В. Изучвания върху видовия състав и екологията на ризоподната фауна (Rhizopoda, Testacea) от сфагновите торфища на Витоше планина // Годишн. Софийск. ун-т. Кн. 1. Зоология, физиология и биохимия на животните.— София, 1967.— **59** (1964—1965).— С. 17—37.

Гурвич В. В. Формирование таксоценозов раковинных амеб (Rhizopoda : Testacea) в Каховском водохранилище // Acta protozoologica.— 1975.— **14**, N 3/4.— P. 297—311.

Корганова Г. А. Раковинные амебы (Protozoa, Testacida) в различных средах обитания и адаптивные особенности почвенных форм // Экология.— 1985.— № 6.— С. 44—50.

Куликовская И. М. О фауне раковинных амеб (Rhizopoda. Testacida) оз. Глубокого // Биоценозы мезотроф. озера Глубокого.— М., 1983.— С. 149—181.

Anderson O. Netzelia tuberculata. Fine structure of a silica-biomineralizing testate amoeba, Netzelia tuberculata // J. Protozool.— 1987.— **34**, N 3.— P. 302—309.

Bartos E. Korenonorce radu Testacida.— Bratislava, 1954.— 191 p.

Boltovskoy E., Lena H. Tecamebas del Rio de La Plata // Republica Argentina Armada Argentina Servicio de Hidrografia Naval.— 1974.— 660.— P. 40.

Gauthier-Lievre L., Thomas R. Les genres Difflugia, Pentagonia, Maghrebia et Hoogenradia (Rhizopoda testaces) en Afrique // Arch. Protist.— 1958.— **103**, 1/2.— P. 241—370.

Godeanu S. Lista Testaceelor din Romania // Studii si comunicari.— 1972.— N 5.— P. 37—48.

Grospietsch Th. Beitrag zur Kenntnis der Testaceen-Fauna des Lago Valencia (Venezuela). XI Ecology Aquatic Organisms. 3. Animals // Stuttgart: Internat. Verein Limnol., 1975.— **19**.— P. 2778—2784.

Lena H. Benthic Testacida (Rhizopoda, Protozoa) of lake Washington, Brevard county, Florida // Florida Scientist.— 1982.— **45**, N 2.— P. 101—106.

Loeblich A. R., Tappan H. Suprageneric classification of the Rhizopodea // J. Paleontol.— 1961.— **35**, N 2.— P. 245—330.

Netzel H. Gehausewandbildung durch mehrphasige Sekretion bei der Thekamobe Netzelia oviformis (Rhizopoda, Testacea) // Arch. Protistk.— 1983.— **127**.— P. 351—381.

Ogden C. G. Siliceous structures secreted by members of the subclass Lobosia (Rhizopodea: Protozoa) // Bull. Brit. Mus. nat. Hist. ser. Zool.— 1979.— **36**.— P. 203—207.

Ogden C. Notes of some Difflugiidae from Norfolk (Rhizopoda, Protozoa) // Ibid.— 1980.— **39**.— P. 125—138.

Ogden C. C., Zivkovic A. Morphological studies on some Difflugia from Yugoslavia (Rhizopoda, Testacea) // Ibid.— 1983.— **44**.— P. 341—345.

Ogden C. Notes on testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from lake Vlasina, Jugoslavia // Ibid.— 1984.— **47**.— P. 241—263.

Oye P. van. Faune rhizopodique du plateau de Kundulungu (Congo Belge) owec considérations concernant la repartition géographique des rhizopodes // Hydrobiologia.— 1959.— **13**, N 3.— P. 239—286.

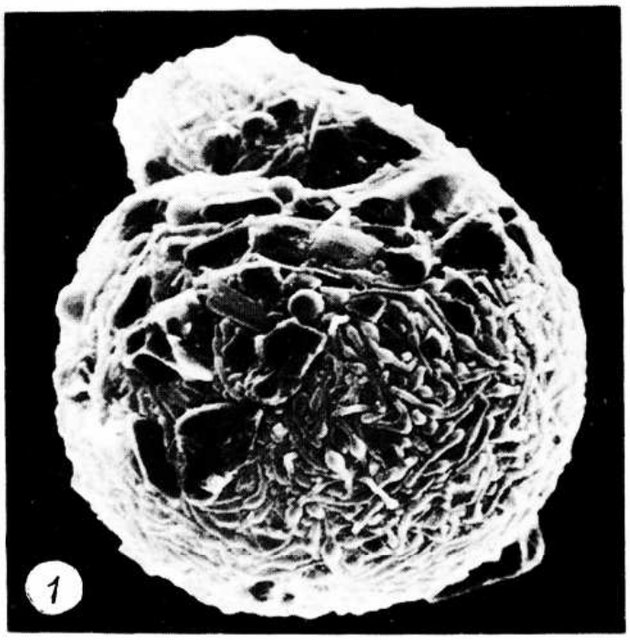
Schonborn W. Die sedimentbewohnenden Testaceen einiger Masurischer Seen // Acta Protozool.— 1965.— **3**, N 19/27.— P. 297—309.

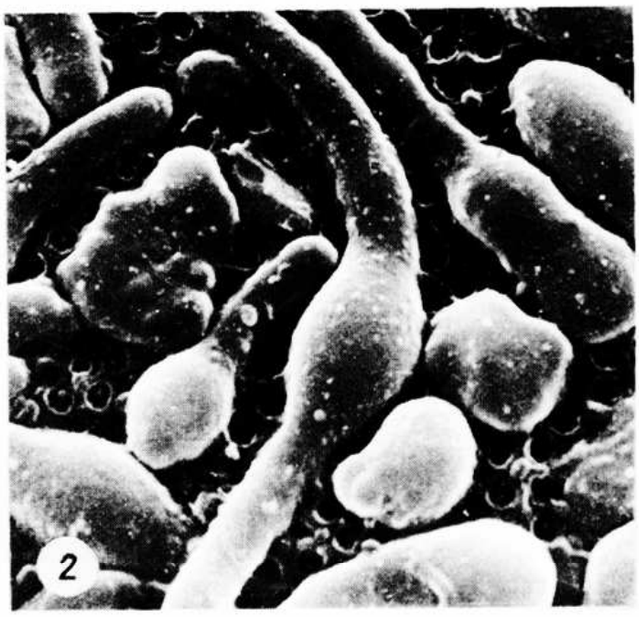
Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

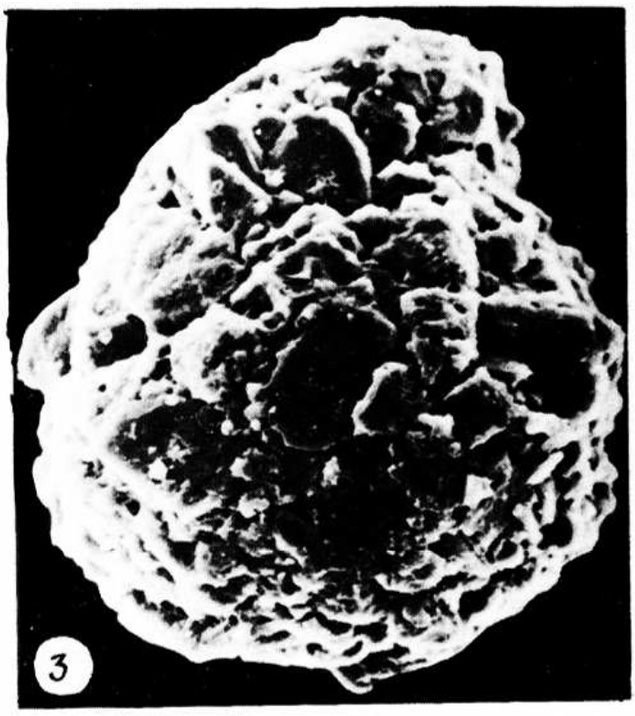
Получено 29.10.90

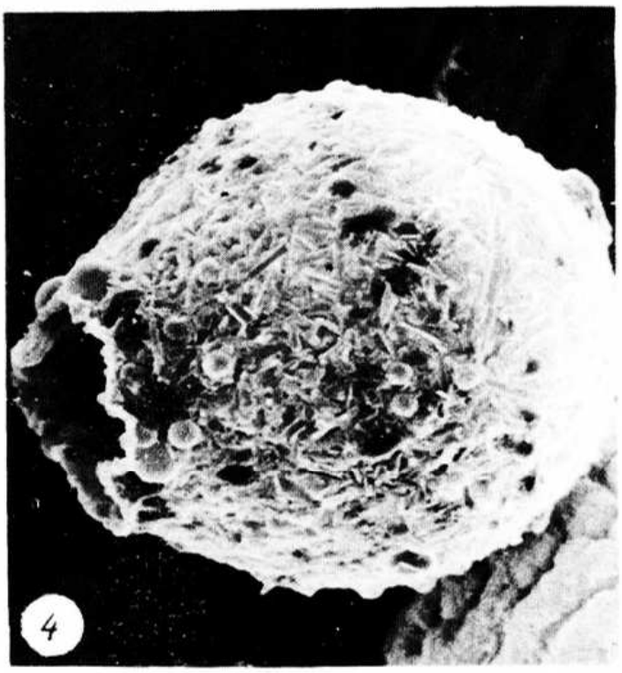
Черепашкові амеби родини Lesquereusiidae (Rhizopoda, Testacea) на Україні. Дехтяр М. М.— Вестн. зоол., 1992, № 4.— Переопис 6 з 11 відомих у світовій фауні видів; 3 види вперше наводяться для України.

Testacean Amoebas of the Family Lesquereusiidae (Rhizopoda, Testacea) in the Fauna of the Ukraine. Dekhtyar M. N.— Vestn. zool., 1992, N 4.— A redescription of 6 of 11 species known for the world fauna; 3 of them are for the first time recorded for the Ukraine.









Общий вид раковин и детали строения тестацей сем. Lesquereusiidae: *1* — *Lesquereusia combinata*, × 450; *2* — *L. combinata*, фрагмент, показаны идиосомы и пористый матрикс, × 3000; *3* — *L. modesta*, × 450; *4* — *Netzelia wailesi*, × 450; *5* — тот же вид, воротничок, × 1000; *6* — тот же вид, фрагмент, показан материал раковинки, видна группа изогнутых идиосом.